Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 17, No. 3, Fall. 2019, p. 477-489

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۷، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۸، ص. ۴۸۹-۴۷۷

اثر محلول‌پاشی برخی ترکیبات شیمیایی بر تبادلات گازی، روابط آب و خصوصیات فتوسنتزی آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) در رژیم‌های آبیاری مختلف

محمد یزداندوست همدانی[1]، مختار قبادی[2*]، محمداقبال قبادی[2]، سعید جلالی هنرمند[2]، محسن سعیدی[2]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۰۹/۱۰
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۰۱/۲۵

چکیده

این مطالعه با هدف بررسی اثر محلول‌پاشی برخی ترکیبات شیمیایی و رژیم‌های آبیاری بر تبادلات گازی، خصوصیات فتوسنتزی و روابط آبی آفتابگردان انجام گرفت. آزمایش به‌صورت کرت‌های خرد شده بر پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی همدان به مدت دو سال اجرا شد. تیمارهای آبیاری شامل ۱۰۰، ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه و تیمارهای محلول‌پاشی شامل: آبسیزیک اسید، سلنیوم، سالیسیلیک اسید، سدیم نیتروپروساید، گلیسین بتائین و شاهد بودند. نتایج نشان داد که با کاهش میزان آبیاری، ویژگی‌های هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، محتوای نسبی آب برگ و سرعت فتوسنتز کاهش یافتند، اما دمای برگ افزایش یافت. غلظت CO_2 زیر روزنه در ابتدا کاهش و در ادامه با تشدید کم آبی افزایش یافت، با این حال، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی به‌طور یکنواخت روند افزایشی داشت. محلول‌پاشی با ترکیبات شیمیایی، تبادلات گازی و خصوصیات فتوسنتزی آفتابگردان را تحت تأثیر قرار داد. کمترین میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق و بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ در نتیجه محلول‌پاشی با آبسیزیک اسید و سدیم نیتروپروساید به‌دست آمد و بیشترین دمای برگ ناشی از کاربرد آبسیزیک اسید بود. اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی بر سرعت فتوسنتز و غلظت CO_2 زیر روزنه معنی‌دار بود. در شرایط کم آبیاری، کاربرد ترکیبات شیمیایی مورد نظر، سرعت فتوسنتز را نسبت به تیمار شاهد افزایش و غلظت CO_2 زیر روزنه را کاهش داد. در این مورد، سالیسیلیک اسید نسبت به سایر ترکیبات، اثر بیشتری داشت و در شرایط کم‌آبی شدید (۶۰ درصد نیاز آبی)، باعث افزایش ۱۹/۶ درصد در سرعت فتوسنتز گردید.

واژه‌های کلیدی: آبسیزیک اسید، سالیسیلیک اسید، سدیم نیتروپروساید، سلنیوم، گلیسین بتائین

مقدمه

در بین عوامل محیطی، فراهمی آب احتمالاً مهمترین عامل محدودکننده تولید محصولات زراعی است. کمبود آب یک تنش چند بُعدی است که در سطوح مختلفی بر فرآیندهای فیزیولوژیک گیاهان اثر می‌گذارد (Yordanov *et al*., 2003). تنش خشکی در ابتدا حالت آماس سلول و میزان تبادلات گازی را کاهش می‌دهد که منجر به کاهش میزان رشد گیاه می‌شود. تداوم کمبود آب ممکن است بر الگوی تخصیص مواد فتوسنتزی به بخش‌های مختلف گیاه اثر بگذارد و همچنین ممکن است یک سری از فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را تغییر دهد (Kostopoulou *et al*., 2010). این تغییرات به گیاهان کمک می‌کند تا با چنین شرایط نامساعد محیطی سازگاری پیدا کنند. برای مواجهه با کمبود آب و افزایش تحمل گیاهان زراعی در برابر خشکی، راهکارهای مختلفی در سطح جهان مورد استفاده قرار گرفته است مانند مدیریت آبیاری و کاربرد روش‌های کم‌آبیاری (Ghadami Firouzabadi *et al*., 2015)، استفاده از ارقام مقاوم یا زودرس (Angadi and Entz, 2002) کاربرد ترکیبات کودی مانند پتاسیم (Yarnia *et al*., 2009)، مواد جاذب رطوبت مانند زئولیت (Yousefvand *et al*., 2011) و همچنین کاربرد خارجی ترکیبات شیمیایی مختلف از قبیل محلول‌های سازگار، تنظیم‌کننده‌های رشد و ملکول‌های پیام‌رسان تنش، که در سالیان اخیر مورد توجه قرار گرفته است (Farooq *et al*., 2010).

گلیسین بتائین به‌عنوان یکی از مهم‌ترین و موثرترین اسموپروتکتانت‌ها مطرح است (Bohnert *et al*., 1995). آفتابگردان جزء گیاهان انباشت‌کننده گلیسین بتائین (GB accumulator) است که به‌طور طبیعی مقدار زیادی گلیسین بتائین در آن‌ها تجمع پیدا می‌کند (Igbal *et al*., 2009). این نوع گیاهان در مقایسه با گیاهان غیر انباشت‌کننده گلیسین بتائین (GB non-accumulator) تحمل بالاتری در مقابل تنش خشکی نشان می‌دهند (Hussain *et al*., 2008). گلیسین بتائین که به‌صورت خارجی مصرف شود، می‌تواند به‌سرعت از طریق برگ‌ها نفوذ کرده و به سایر اندام‌ها منتقل شود و

۱- دانشجوی دکترای فیزیولوژی گیاهان زراعی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه
۲- دانشیار فیزیولوژی گیاهان زراعی، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه
(*- نویسنده مسئول: Email: ghobadi.m@razi.ac.ir)
DOI: 10.22067/gsc.v17i3.76843

در آنجا در افزایش تحمل به تنش مشارکت کند (Makela *et al*., 1998).

سلنیوم یک ماده معدنی کمیاب در طبیعت است که در خاک یافت می‌شود. مطالعات انجام شده بیانگر اثر مثبت سلنیوم در بهبود تحمل به خشکی از طریق تجمع محلول‌های سازگار و فعال‌سازی آنزیم‌ها در جو (*Hordeum vulgare* L.) (Habibi, 2013)، کلزا (*Brassica napus* L.) (Hasanuzzaman and Fujita, 2011) و گندم (*Triticum aestivum* L.) (Yao *et al*., 2009) می‌باشد. علاوه بر این، مصرف سلنیوم در شرایط تنش خشکی باعث بهبود و تنظیم وضعیت رطوبتی در گیاهان نیز گردیده است. سلنیوم در ساختمان اسیدهای آمینه سیستئین و متیونین وجود دارد. این اسیدهای آمینه، پیش‌نیازهای تولید اتیلن هستند و مشخص شده است که افزایش تولید اتیلن در شرایط تنش در بسته شدن روزنه‌ها نقش دارد و در نتیجه هدایت روزنه‌ای و تعرق تحت تاثیر قرار می‌گیرد. در شبدر شیرین (*Melilotus Officinalis* L.) و در شرایط محدودیت رطوبتی، مصرف سلنیوم از منبع سلنات سدیم، مقدار پتانسیل آب برگ، نسبت تعرق و هدایت روزنه‌ای را کاهش داد و باعث محدودیت سرعت جریان محلول آب در سیستم آوندی شد. با این‌حال، گزارش شده که در شرایط آبیاری کامل، مصرف سلنیوم بر پتانسیل آب برگ تاثیری نداشت (Kostopoulou *et al*., 2010).

سالیسیلیک اسید یک ترکیب شبه‌هورمونی و تنظیم‌کننده رشد داخلی با ماهیت فنلی است که به‌وسیله سلول‌های ریشه تولید می‌شود و در تنظیم فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان مانند سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق دخالت دارد (El-Tayeb, 2005). این ترکیب در تحمل به تنش‌های غیر زیستی نقش مهمی بازی می‌کند و توانایی آن برای القاء اثرات حفاظتی در گیاهانی که در معرض تنش هستند، مورد توجه زیادی قرار گرفته است (Hussain *et al*., 2008). به‌عنوان نمونه، گزارشاتی برای القاء تحمل به خشکی در گندم (Sing and Usha, 2003)، آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) (Hussain *et al*., 2008) و ذرت (*Zea mays* L.) (Bayat *et al*., 2010) در نتیجه کاربرد خارجی سالیسیلیک اسید وجود دارد.

نیتریک اکسید یک گونه واکنش‌پذیر نیتروژن است. این گاز نقش مهمی در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی و نمّوی گیاهان مانند جوانه‌زنی دانه، بسته شدن روزنه، نمّو ریشه، پیری و سازگاری با چندین نوع تنش دارد (Gaber Goma *et al*., 2010). نیتریک اکسید در گیاهان توسط مسیرهای آنزیمی و غیر آنزیمی تولید می‌شود. در شرایط تنش، تولید فزاینده آن در اندام‌های گوناگون گیاه دیده شده است (Wieczorek *et al*., 2006). کاربرد خارجی نیتریک اکسید در گیاهان باعث کاهش خسارت ناشی از برخی تنش‌ها مثل فلزات سنگین، علف‌کش‌ها، سرما، اشعه ماوراء بنفش و شوری شده است (Arasimowicz and Floryszak-Wieczorek, 2007). نیتریک اکسید یکی از اجزای مسیر سیگنالی است که منجر به بسته شدن روزنه‌های برگ می‌شود (Garcı´a-Mata and Lamattina. 2001; Duan *et al*., 2007). سدیم نیتروپروساید به‌عنوان ترکیب رهاکننده نیتریک اکسید در گیاهان استفاده می‌شود (Wieczorek *et al*., 2006). گزارش شده است که کاربرد سدیم نیتروپروساید در گندم و در شرایط تنش خشکی، باعث کاهش ۲۰ درصدی میزان تعرق و افزایش معنی‌دار محتوی نسبی آب برگ شد و بر این اساس، پیشنهاد گردید که کاربرد خارجی سدیم نیتروپروساید ممکن است تحمل به تنش خشکی در گیاهان را افزایش دهد (Garcı´a-Mata and Lamattina, 2001).

آبسیزیک اسید یک بازدارنده رشد گیاهی است که به‌عنوان پیام‌رسان، در پاسخ به تنش خشکی و سایر تنش‌های محیطی و نیز در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیک مثل فتوسنتز و تنظیم باز و بسته شدن روزنه‌ها نقش دارد (Rock and Quatrano, 1995). در شرایط خشکی، آبسیزیک اسید در بافت‌های گیاه تولید شده و به سلول‌های محافظ روزنه فرستاده می‌شود و باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌گردد. گزارش شده که در شرایط مطلوب رطوبتی، غلظت آبسیزیک اسید در آوند چوبی آفتابگردان بین ۱ تا ۱۵ نانومولار بوده، در حالی‌که در شرایط تنش خشکی مقدار آن تا حدود ۳۰۰۰ نانومولار افزایش یافته است (Schurr *et al*., 1992).

تغییر اقلیم، کاهش بارندگی و افت سطح آب‌های زیرزمینی در سال‌های اخیر، فشار زیادی را بر منابع آب وارد کرده و باعث ایجاد خسارت شدید در مزارع گردیده است. بنابراین لازم است ضمن افزایش کارایی استفاده از منابع آب، روش‌هایی نیز برای مقابله با اثرات خشکی به‌کار گرفته شود. استفاده از ارقام زودرس و با نیاز آبی کم، یکی از روش‌های مقابله با کم‌آبی است که در این مورد آفتابگردان، به‌دلیل دارا بودن ارقام زودرس، جایگاه مناسبی به‌خصوص به‌عنوان کشت دوم و بعد از محصولاتی نظیر گندم، جو و کلزا دارد. علاوه بر این، استفاده از ترکیبات شیمیایی مختلف برای تخفیف اثرات منفی تنش خشکی، در سال‌های اخیر مورد توجه محققین قرار گرفته است. این مطالعه با هدف امکان کاهش اثرات خشکی و مدیریت مصرف آب در زراعت آفتابگردان اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به مدت دو سال (۹۵-۱۳۹۴) در مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی همدان، با مختصات عرض جغرافیایی ۳۴ درجه و ۵۲ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۴۸ درجه و ۳۲ دقیقه شرقی و با ارتفاع ۱۷۵۸ متر از سطح دریا با بافت خاک لوم شنی، pH برابر ۷/۵ و میزان کربن آلی ۰/۴۲ درصد انجام شد. منطقه مورد بررسی از نظر اقلیمی جزء مناطق نیمه‌خشک و سرد، با میانگین

بارندگی سالانه ۲۹۶ میلی‌متر (بلند مدت ۲۲ ساله) می‌باشد. سه تیمار آبیاری و شش تیمار محلول‌پاشی به‌صورت کرت‌های یک‌بار خرد شده بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار مورد ارزیابی قرار گرفتند. تیمارهای آبیاری به‌عنوان سطوح عامل اصلی و تیمارهای محلول‌پاشی به‌عنوان سطوح عامل فرعی در نظر گرفته شدند. تیمارهای آبیاری شامل تأمین ۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه (آبیاری نرمال، $I_{100\%}$)، تأمین ۸۰ درصد نیاز آبی گیاه (تنش ملایم کم آبی، $I_{80\%}$) و تأمین ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه (تنش شدید کم آبی، $I_{60\%}$) (Ghobadi *et al*., 2018) و تیمارهای محلول‌پاشی شامل آبسیزیک اسید با غلظت ۴۰ میکرومولار (Hussain *et al*., 2012)، سلنیوم از منبع سلنات سدیم با غلظت ۲۰ میلی‌گرم بر لیتر (Dadnia, 2012)، سالیسیلیک اسید با غلظت ۵۰۰ میکرومولار (Hussain *et al*., 2008)، سدیم نیتروپروساید با غلظت ۱۰۰ میکرومولار (Cechin *et al*., 2015)، گلیسین بتائین با غلظت ۱۰۰ میلی‌مولار (Hussain *et al*., 2008) و تیمار شاهد (محلول‌پاشی با آب) بودند.

هر کرت آزمایشی شامل پنج ردیف کاشت با فاصله ۶۰ سانتی‌متر و به‌طول هفت متر بود. بین کرت‌های اصلی و فرعی به‌ترتیب دو و یک خط نکاشت و بین تکرارها دو متر فاصله در نظر گرفته شد. بوته‌ها در روی خطوط کشت با فاصله ۲۰ سانتی‌متر کشت شدند. کاشت بذر سال اول در تاریخ ۲۹ خرداد و سال دوم در تاریخ ۳۰ خرداد انجام گرفت. کشت به‌صورت دستی و در عمق سه تا چهار سانتی‌متری خاک و روی پشته انجام گردید. به‌منظور اطمینان از یکنواختی سبز شدن، در هر کپه سه بذر کاشته شد و در مرحله دو تا چهار برگی، بوته‌های اضافی حذف گردیدند. رقم مورد استفاده در این آزمایش، هیبرید زودرس قاسم بود. آبیاری در مراحل اولیه رشد به‌صورت یکنواخت انجام شده و اعمال تیمارهای آبیاری بر اساس روش پیشنهادی (Chimenti and Hall, 1993) از مرحله شش برگی، آغاز گردید و تا پایان دوره رشد ادامه داشت. به منظور تعیین میزان آب آبیاری، ابتدا نیاز آبی گیاه ETc به‌صورت روزانه و طبق رابطه (۱) محاسبه گردید.

$$Etc = ETo \times Kc \quad (۱)$$

در این معادله ETc: نیاز آبی یا تبخیر و تعرق گیاه زراعی (میلی‌متر در روز)، ETo: تبخیر و تعرق گیاه مرجع (میلی‌متر در روز) و Kc ضریب گیاهی می‌باشند. میزان تبخیر و تعرق گیاه مرجع (ETo) بر پایه مدل پنمن مانتیث فائو و با استفاده از داده‌های هواشناسی روزانه، برآورد گردید (Allen *et al*., 1998). پس از تعیین نیاز آبی روزانه گیاه، مجموع نیاز آبی در دوره‌های هشت روزه (فاصله بین آبیاری قبلی تا آبیاری مورد نظر) محاسبه شد. سپس با در نظر گرفتن اندازه کرت‌های آزمایشی و راندمان آبیاری، حجم آب آبیاری در تیمارهای مختلف طبق رابطه (۲) محاسبه گردید.

$$IR=[(\sum ETc \times A) / E] \quad (۲)$$

در این رابطه IR: حجم آب آبیاری (لیتر)، ∑ETc: مجموع نیاز آبی گیاه در دوره آبیاری (میلی‌متر)، A: مساحت کرت آزمایشی (مترمربع) و E راندمان آبیاری می‌باشند. با توجه به بسته بودن کرت‌های آزمایشی و استفاده از لوله‌های پلی‌اتیلن برای انتقال آب، راندمان آبیاری برابر ۹۰ درصد در نظر گرفته شد. حجم آب مورد استفاده برای هر تیمار با استفاده از کنتور حجمی با دقت یک لیتر اندازه‌گیری و کنترل شد. کل حجم آب آبیاری برای تیمارهای ۱۰۰، ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه در سال اول و دوم آزمایش به‌ترتیب برابر (۵۴۲۶/۳، ۴۶۱۴/۸ و ۳۸۰۳/۵) و (۶۰۳۹/۵، ۵۱۰۷/۰ و ۴۱۷۶/۰) متر مکعب در هکتار بود.

سلنیوم (از منبع سلنات سدیم) و گلیسین بتائین از شرکت آکروس بلژیک (Acros Organics)، سدیم نیتروپروساید از شرکت مرک آلمان (Merck)، سالیسیلیک اسید و آبسیزیک اسید از شرکت دوخه‌فا هلند (Duchefa Biochemie) تهیه شدند. محلول‌پاشی ترکیبات مورد نظر در اوائل گلدهی (Hussain *et al*., 2012) بر روی دو خط وسط از هرکرت آزمایشی و با حجم محلول ۱۰۰۰ لیتر در هکتار انجام شد. به‌منظور اطمینان از جذب مواد، عمل محلول‌پاشی به‌مدت سه روز متوالی (Unyayar *et al*., 2004) و در زمان غروب آفتاب انجام گردید. از ماده تووین ۲۰ (Tween 20) با غلظت ۰/۱ درصد به‌عنوان مویان استفاده شد. برای گیاهان شاهد، محلول‌پاشی با آب مقطر انجام شد.

جدول ۱- آزمون یکنواختی واریانس‌ها (بارتلت) در صفات مورد بررسی

Table 1- Homogeneity of variances (Bartlett) test in studied traits

	هدایت روزنه‌ای gs	سرعت تعرق E	دمای برگ Leaf temp.	محتوای نسبی آب RWC	سرعت فتوسنتز A	غلظت CO_2 زیر روزنه Ci	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی WUE_P
Chi-Square	2.7212	0.2939	1.9161	1.1625	2.3597	0.0177	0.0135
Pr > ChiSq	0.0990	0.5878	0.1663	0.2810	0.1245	0.8943	0.9075

به‌منظور اندازه‌گیری سرعت فتوسنتز در واحد سطح برگ (میکرو مول CO_2 بر متر مربع در ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (میلی‌مول بر متر مربع در ثانیه)، سرعت تعرق (میلی‌مول بر متر مربع در ثانیه) و غلظت CO_2 زیر روزنه (میکرو مول بر مول) و دمای برگ از دستگاه تحلیل‌گر گاز مادون قرمز LCi ساخت شرکت ADC Bioscientific انگلستان استفاده شد. اندازه‌گیری‌ها حدود یک هفته پس از اعمال تیمارهای محلول‌پاشی، بر روی بالاترین برگ کاملاً توسعه‌یافته در هر کرت فرعی، در ساعت ۱۰ تا ۱۲ ظهر و در یک روز آفتابی با آسمان صاف صورت گرفت. کارآیی مصرف آب فتوسنتزی (میکرو مول CO_2 بر مول H_2O) از تقسیم میزان فتوسنتز به میزان تعرق برآورد شد (Igbal *et al*., 2009).

به‌منظور اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ، از بالاترین برگ‌های کاملاً توسعه‌یافته در هر کرت فرعی نمونه‌برداری شد. پس از اندازه‌گیری وزن تر قطعات برگی (FW[1])، نمونه‌ها به‌مدت ۱۸ ساعت در شرایط تاریکی درون آب مقطر قرار گرفتند و وزن آماس آنها (TW[2]) تعیین گردید. نمونه‌ها در آون با دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۴۸ ساعت قرار گرفته و وزن خشک آن‌ها (DW[3]) اندازه‌گیری شد. محتوای نسبی آب برگ (RWC[4]) بر حسب درصد و از معادله (۳) محاسبه شد:

$$RWC = [(FW - DW) / (TW- DW)] \times 100 \qquad (۳)$$

پس از آزمون نرمال بودن داده‌ها و یکنواختی واریانس‌ها (جدول ۱)، تجزیه واریانس مرکب داده‌های دو سال با در نظر گرفتن سال به‌صورت اثر تصادفی و آزمون F بر اساس امید ریاضی انجام شد. میانگین‌ها به روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد مورد مقایسه قرار گرفتند. به‌منظور انجام تجزیه و تحلیل‌های آماری و مقایسات میانگین از نرم‌افزار آماری SAS (v8.2) و برای رسم شکل‌ها از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

هدایت روزنه‌ای و تعرق

نتایج تجزیه واریانس مرکب دو سال (جدول ۲) نشان داد که اثرهای تیمارهای آبیاری و محلول‌پاشی بر میزان هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق معنی‌دار بودند. بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق در آبیاری نرمال (۱۰۰ درصد نیاز آبی) به‌دست آمد و با کاهش میزان آبیاری در تیمارهای ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی، میزان هدایت روزنه‌ای به‌ترتیب حدود ۱۲/۵ و ۲۶ درصد و سرعت تعرق حدود ۱۹ و ۳۵ درصد کاهش یافتند (جدول ۳). کاهش هدایت روزنه‌ای در ارقام آفتابگردان و در اثر تنش خشکی (قطع آب در مرحله گلدهی) تا ۶۹ درصد (Mehrpouyan, 2011) و در مطالعه دیگری در حدود ۵۵ درصد (Siosemardeh *et al*., 2011) نیز گزارش شده است. کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق در نتیجه تنش خشکی در آفتابگردان (Igbal *et al*., 2009) و همچنین در سایر گیاهان زراعی مانند ذرت (Ghobadi *et al*., 2018)، گندم (Rouhi and Siosemardeh, 2008)، جو (Habibi, 2013) و لوبیا (*Phaseolus vulgaris* L.) (Faraji *et al*., 2013) نیز گزارش شده است. بسته شدن روزنه‌ها یکی از اولین واکنش‌های گیاهان در برابر کمبود آب و تنش خشکی است. این فرآیند به سرعت اتفاق افتاده و میزان هدایت روزنه‌ای را به‌طور معنی‌داری کاهش می‌دهد. کاهش سرعت تعرق نیز هم‌زمان با کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط کمبود آب و در اثر محدودیت‌های روزنه‌ای ایجاد می‌شود. به عبارت دیگر، گیاهان تحت تنش از طریق تنظیم روزنه‌ای، میزان تلفات آب را کنترل می‌کنند (Rezaee Rad *et al*., 2016).

اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی برای هدایت روزنه‌ای معنی‌دار، اما برای سرعت تعرق غیر معنی‌دار بود (جدول ۲). مقایسه میانگین اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی نشان داد که در تمام شرایط آبیاری، تیمار شاهد بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق را داشت و محلول‌پاشی با ترکیبات شیمیایی، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق را به درجات مختلف کاهش دادند. کمترین میزان هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق در همه شرایط آبیاری از کاربرد آبسیزیک اسید و سدیم نیتروپروساید حاصل شد که اختلاف معنی‌داری با تیمار شاهد داشتند (شکل ۱-A). هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق در نتیجه کاربرد آبسیزیک اسید در آبیاری نرمال به‌ترتیب ۱۵ و ۲۰ درصد و در آبیاری ۶۰ درصد نیاز آبی به‌ترتیب ۱۱ و ۱۴ درصد کاهش داشتند. افزایش غلظت آبسیزیک اسید در شرایط خشکی در سلول‌های محافظ روزنه، باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تلفات آب می‌شود (Schurr *et al*., 1992). به نظر می‌رسد کاربرد خارجی آبسیزیک اسید در شرایط نرمال رطوبتی نیز واکنش مشابهی را ایجاد کرده و کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق را به‌دنبال دارد. سدیم نیتروپروساید نیز از طریق آزادسازی نیتریک اکسید (Duan *et al*., 2007) و سلنیوم از طریق افزایش تولید اتیلن (Kostopoulou *et al*., 2010) در فرآیند بسته شدن روزنه‌ها دخالت دارند. کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق در اثر کاربرد خارجی سدیم نیتروپروساید در باقلا (*Vicia faba* L.) (Mata and Lamattina, 2001)، سلنیوم در شبدر شیرین (Kostopoulou *et al*., 2010) و سالیسیلیک اسید در خردل هندی (*Brassica juncea* L.) (Fariduddin *et al*., 2003) گزارش شده است. کاربرد گلیسین بتائین در ذرت، سورگوم (*Sorghum bicolor* L.) و گندم تحت تنش خشکی، میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق را کاهش داد (Agboma *et al*., 1997). در حالی‌که در آفتابگردان،

1- Fresh Weight
2- Turjid Weight
3- Dry Weight
4- Relative Water Content

تأثیر معنی‌داری بر هدایت روزنه‌ای نداشت (Igbal *et al*., 2009). به عقیده این محققین، کاربرد خارجی گلیسین بتائین در گیاهان غیر انباشت‌کننده آن، در مقایسه با گیاهان انباشت‌کننده، اثر بیشتری بر هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز داشته است (Igbal *et al*., 2009).

دمای برگ

آبیاری و محلول‌پاشی اثر بسیار معنی‌داری بر دمای برگ داشتند (جدول ۲). کمترین دمای برگ در شرایط آبیاری نرمال وجود داشت (۲۹/۶ درجه سانتی‌گراد) و کم‌آبیاری باعث افزایش دمای برگ گردید. به‌طوری‌که در شرایط آبیاری ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه، دمای برگ به‌ترتیب حدود ۱/۶ و ۲/۹ درجه سانتی‌گراد افزایش نشان داد. در بین تیمارهای محلول‌پاشی، تیمار شاهد کمترین (۳۰/۷ درجه سانتی‌گراد) و آبسیزیک اسید بیشترین (۳۱/۷ درجه سانتی‌گراد) متوسط دمای برگ را طی دو سال آزمایش داشتند (جدول ۳). اثر متقابل آبیاری× محلول‌پاشی برای دمای برگ غیر معنی‌دار بود (جدول ۲). در مطالعه‌ای در گیاه ذرت و در شرایط تأمین ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه، دمای برگ حدود ۲/۷ و ۳/۲ درجه سانتی‌گراد در مقایسه با آبیاری نرمال افزایش یافت (Ghobadi *et al*., 2018). بسته شدن نسبی روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق در شرایط خشکی، تلفات آب را کاهش می‌دهد، امّا باعث افزایش دمای برگ می‌شود. از طرف دیگر در شرایط تنش، واکنش‌های فتوشیمیایی گیاه دچار اختلال شده و مقدار زیادی از انرژی خورشیدی جذب شده توسط برگ‌ها، مصرف نشده و به گرما تبدیل می‌شود. تعرق راه اصلی دفع گرما و انرژی اضافه در گیاه است و کاهش تعرق منجر به افزایش دمای برگ می‌شود (Ghobadi *et al*., 2018). افزایش دمای برگ و ارتباط آن با کاهش مقدار تعرق در شرایط تنش خشکی در گندم (Siddique *et al*., 2001) نیز گزارش شده است.

محتوای نسبی آب برگ

محتوای نسبی آب برگ تحت تاثیر آبیاری و محلول‌پاشی قرار گرفت (جدول ۲). بیشترین محتوای نسبی آب (۹۰/۸ درصد) مربوط به شرایط آبیاری نرمال بود و آبیاری به میزان ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی، محتوای نسبی آب برگ را به‌ترتیب در حدود ۱۰ و ۲۸/۵ درصد کاهش داد (جدول ۳). متوسط محتوای نسبی آب در تیمار شاهد معادل ۷۶/۳ درصد بود و محلول‌پاشی با ترکیبات مورد نظر به‌طور معنی‌داری باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ نسبت به شاهد گردید، اما اختلاف معنی‌داری بین ترکیبات مورد استفاده وجود نداشت (جدول ۳). اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی برای محتوای نسبی آب معنی‌دار نبود (جدول ۲).

محتوای نسبی آب نشان‌دهنده وضعیت رطوبتی گیاه است و رابطه مستقیمی با محتوای رطوبتی خاک دارد. در همین رابطه در مطالعات متعدد، کاهش محتوای نسبی آب در گیاهان مختلف در نتیجه خشکی گزارش شده است (Hussain *et al*., 2009; Loutfy *et al*., 2012; Habibi, 2013; Ghobadi *et al*., 2018).

بر اساس نتایج حاصل از این مطالعه، کاربرد ترکیبات شیمیایی مختلف محتوای نسبی آب را به‌طور معنی‌داری افزایش داد که با کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق هماهنگ بود. بنابراین به نظر می‌رسد جلوگیری از تلفات آب از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای و تعرق، در افزایش محتوای نسبی آب موثر بوده است. در برخی مطالعات دیگر نیز بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق در نتیجه کاربرد ترکیباتی مانند آبسیزیک اسید (Hussain *et al*., 2010) و سدیم نیتروپروساید (Mata and Lamattina, 2001; Duan *et al*., 2007)، باعث بهبود محتوای نسبی آب برگ گردید. با این‌حال گزارش شده است که محتوای نسبی آب برگ بالاتر ممکن است به توانایی ریشه در جذب آب بیشتر و یا به قابلیت تنظیم اسمزی مرتبط باشد (Siosemardeh *et al*., 2003). در مطالعه‌ای در گندم بهاره گزارش شد که سلنیوم می‌تواند از طریق افزایش ظرفیت جذب آب توسط سیستم ریشه‌ای، وضعیت آب گیاه را در شرایط تنش خشکی تنظیم کند (Kuznetsov *et al*., 2003). افزایش قابل توجه میزان پرولین، گلیسین بتائین و قندهای محلول در اثر کاربرد سدیم نیتروپروساید مشاهده شده است (Jabbarzadeh *et al*. 2018). این اسمولیت‌ها نقش مهمی در تنظیم اسمزی دارند. هرچند آفتابگردان در گروه گیاهان انباشت‌کننده گلیسین بتائین است (Igbal *et al*., 2009) امّا گزارشاتی وجود دارد که محلول‌پاشی گلیسین بتائین در شرایط تنش خشکی باعث افزایش سطح داخلی گلیسین بتائین، پروتئین‌ها و قندهای محلول در دو رقم آفتابگردان شده است (Hussain *et al*., 2009; Igbal *et al*., 2011). همچنین گزارش شده است که کاربرد سالیسیلیک اسید در گندم، به‌طور معنی‌داری محتوای کل مواد آلی نظیر کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌ها و غلظت مواد محلول غیر آلی مانند پتاسیم و کلسیم را به‌خصوص در ریشه افزایش داد و در کل تاثیر مثبتی در تنظیم اسمزی و افزایش رشد ریشه در شرایط خشکی داشت (Loutfy *et al*., 2012).

سرعت فتوسنتز

اثر آبیاری بر سرعت فتوسنتز در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). در تیمار آبیاری نرمال، متوسط سرعت فتوسنتز معادل ۱۹/۵ میکرومول بر متر مربع در ثانیه بود که در آبیاری‌های ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه به‌ترتیب ۱۲ و ۲۳ درصد کاهش نشان داد و به ۱۷/۱۶ و ۱۴/۹۷ میکرومول بر متر مربع در ثانیه رسید (جدول ۳). گزارش شده است که در نتیجه تنش خشکی سرعت فتوسنتز در آفتابگردان به‌طور متوسط ۲۰ درصد کاهش یافت (Siosemardeh *et al*., 2011). همچنین در مطالعه دیگری تنش خشکی، میزان

آسیمیلاسیون خالص CO_2 برگ را در دو رقم آفتابگردان در مرحله رویشی و زایشی به‌ترتیب حدود ۵۵ و ۳۷ درصد کاهش داد (Igbal *et al.*, 2009). کاهش سرعت فتوسنتز در نتیجه تنش خشکی در گندم (Siddique *et al.*, 1999)، جو (Habibi, 2013) و ذرت (Ghobadi *et al.*, 2018) نیز گزارش شده است.

جدول ۲- تجزیه واریانس مرکب تبادلات گازی، صفات فتوسنتزی و روابط آب تحت تأثیر تیمارهای آبیاری و محلول‌پاشی برخی ترکیبات شیمیایی

Table 2- Combined analysis of variance for gas exchange, photosynthetic and water relations traits affected by irrigation and some chemical treatments

S.O.V	منابع تغییرات	درجه آزادی d.f	میانگین مربعات Mean squares						
			هدایت روزنه‌ای gs	سرعت تعرق E	دمای برگ Leaf temp.	محتوای نسبی آب RWC	سرعت فتوسنتز A	غلظت CO_2 زیر روزنه Ci	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی WUE_P
Year (Y)	سال	1	68.00 ns	0.38 ns	32.12 ns	29.42 ns	8.42 ns	310.08 ns	0.03 ns
Rep. (year)	تکرار (سال)	4	17.20	0.15	19.41	33.42	1.87	438.63	0.18
Irrigation (I)	آبیاری	2	1928.70*	49.97*	77.41**	6225.79**	184.57*	74644.23**	2.74*
Y× I	سال × آبیاری	2	39.15*	0.84**	0.04 ns	47.89 ns	5.70 ns	718.08 ns	0.04 ns
I × Rep. (year)	خطای a	8	6.97	0.08	2.05	12.50	2.34	643.91	0.12
Foliar application	محلول‌پاشی	5	91.31**	2.10**	2.54**	38.09*	15.52 ns	1489.85 ns	1.14*
I × F	آبیاری × محلول‌پاشی	10	4.11*	0.17 ns	0.08 ns	7.22 ns	10.27**	542.11**	0.24*
Y × F	سال × محلول‌پاشی	5	2.41 ns	0.34 ns	0.06 ns	2.48 ns	0.21 ns	15.26 ns	0.10 ns
Y × I × F	سال × آبیاری × محلول‌پاشی	10	1.25 ns	0.12 ns	0.10 ns	2.60 ns	0.49 ns	19.43 ns	0.05 ns
Error	خطای b	60	12.56	0.23	1.65	16.67	3.52	299.45	0.20
C.V. (%)	ضریب تغییرات (درصد)		7.19	8.74	4.12	5.17	10.90	7.05	14.00

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ و ۱ درصد
ns: غیر معنی‌دار

* and **: Significant at the 5 and 1 percent probability levels, respectively.
ns: Not significant.

سرعت فتوسنتز بیانگر موفقیت گیاه در تثبیت CO_2 است که در نهایت منجر به تولید ماده خشک و عملکرد می‌گردد. بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای به‌منظور جلوگیری از تلفات آب انجام می‌شود، امّا باعث محدودیت در ورود CO_2 شده و یکی از دلایل اصلی کاهش فتوسنتز، به‌ویژه در مراحل اولیه خشکی می‌باشد (Rezaee Rad *et al.*, 2016). کاهش هماهنگ فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در شرایط تنش خشکی، نشان‌دهنده محدودیت روزنه‌ای و کاهش فراهمی CO_2 در فتوسنتز است (Yordanov *et al.*, 2003; Rezaee Rad *et al.*, 2016).

اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی برای سرعت فتوسنتز معنی‌دار بود (جدول ۲) در آبیاری نرمال و تأمین ۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه، محلول‌پاشی آبسیزیک اسید، سدیم نیتروپروساید و سلنیوم باعث کاهش معنی‌دار سرعت فتوسنتز در مقایسه با تیمار شاهد گردیدند. در چنین شرایطی، محلول‌پاشی گلیسین بتائین تغییری در سرعت فتوسنتز ایجاد نکرد، اما کاربرد سالیسیلیک اسید باعث افزایش سرعت فتوسنتز شد. در شرایط کم آبیاری (تأمین ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه)، محلول‌پاشی ترکیبات مورد استفاده، سرعت فتوسنتز را نسبت به تیمار شاهد افزایش دادند. در این شرایط، سالیسیلیک اسید بیشترین تأثیر را داشت و در شرایط آبیاری ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه، سرعت فتوسنتز را به‌ترتیب ۱۳ و ۱۹/۷ درصد افزایش داد (شکل ۱- B).

گزارش شده است که محلول‌پاشی گلیسین بتائین در شرایط آبیاری نرمال و تنش خشکی باعث افزایش سرعت فتوسنتز در ارقام آفتابگردان شد. در این مطالعه، کاربرد گلیسین بتائین اثری بر هدایت

روزنه‌ای نداشت و بنابراین اثر مثبت محلول‌پاشی گلیسین بتائین بر سرعت فتوسنتز به هدایت روزنه‌ای مربوط نمی‌شد. این محققین اشاره کردند که امکان دارد محلول‌پاشی گلیسین بتائین سرعت فتوسنتزی را از طریق عوامل غیر روزنه‌ای نظیر جذب کربن و ظرفیت فتوشیمیایی افزایش داده باشد (Igbal *et al*., 2009). در مطالعه دیگری در گیاه جو، کاهش فتوسنتز در اثر تنش خشکی به محدودیت روزنه‌ای نسبت داده شد و گزارش شد که محلول‌پاشی سلنیوم تاثیر معنی‌داری در افزایش میزان فتوسنتز در شرایط نرمال و تنش خشکی نداشت (Habibi, 2013). افزایش سرعت فتوسنتز خالص و کاهش تعرق در خردل هندی در نتیجه کاربرد سالیسیلیک اسید و از طریق افزایش سرعت فتوسنتز و بهبود روابط آبی گیاه گزارش شده است (Fariduddin *et al*., 2003).

جدول ۳- مقایسه میانگین دو ساله تبادلات گازی، صفات فتوسنتزی و روابط آب در سطوح مختلف آبیاری و محلول‌پاشی برخی ترکیبات شیمیایی

Table 3- Two years mean comparison for gas exchange, photosynthetic and water relations traits in irrigation levels and foliar application of some chemicals

		هدایت روزنه‌ای gs (mmol $m^{-2} s^{-1}$)	سرعت تعرق E (mmol $m^{-2} s^{-1}$)	دمای برگ Leaf t. (°C)	محتوای نسبی آب RWC (%)	سرعت فتوسنتز A (μmol CO_2 $m^{-2} s^{-1}$)	غلظت CO_2 زیر روزنه Ci (μmol mol^{-1})	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی WUEp (μmol CO_2 mol^{-1} H_2O)
Irrigation	آبیاری							
100%		56.51 a	6.71 a	29.63 c	90.78 a	19.50 a	237.00 b	2.92 c
80%		49.44 b	5.41 b	31.28 b	81.51 b	17.16 ab	204.56 c	3.20 b
60%		41.87 c	4.36 c	32.55 a	64.83 c	14.97 b	294.47 a	3.47 a
Foliar application	محلول‌پاشی							
ABA	آبسیزیک اسید	46.46 d	5.03 d	31.66 a	80.40 a	16.58 a	236.56 b	3.38 ab
SNP	سدیم نیترو پروساید	47.64 cd	5.21 cd	31.37 b	79.80 a	16.95 a	239.83 b	3.33 ab
SA	سالیسیلیک اسید	49.19 bc	5.50 bc	31.15 b	78.83 a	19.06 a	240.06 b	3.51 a
Se	سلنیوم	49.08 bc	5.50 bc	31.30 b	79.87 a	16.65 a	245.06 ab	3.10 bc
GB	گلیسین بتائین	50.31 b	5.74 ab	30.76 c	79.02 a	17.18 a	248.11 ab	3.04 bc
Control	شاهد	52.97 a	5.98 a	30.68 c	76.32 b	16.88 a	261.95 a	2.83 c

میانگین‌های دارای حروف مشترک، در هر ستون و برای هر عامل، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد اختلاف معنی‌دار ندارند.

Means with similar letters, in each column and each factor, are not significantly different at the 5% probability level based on Duncan's multiple range test.

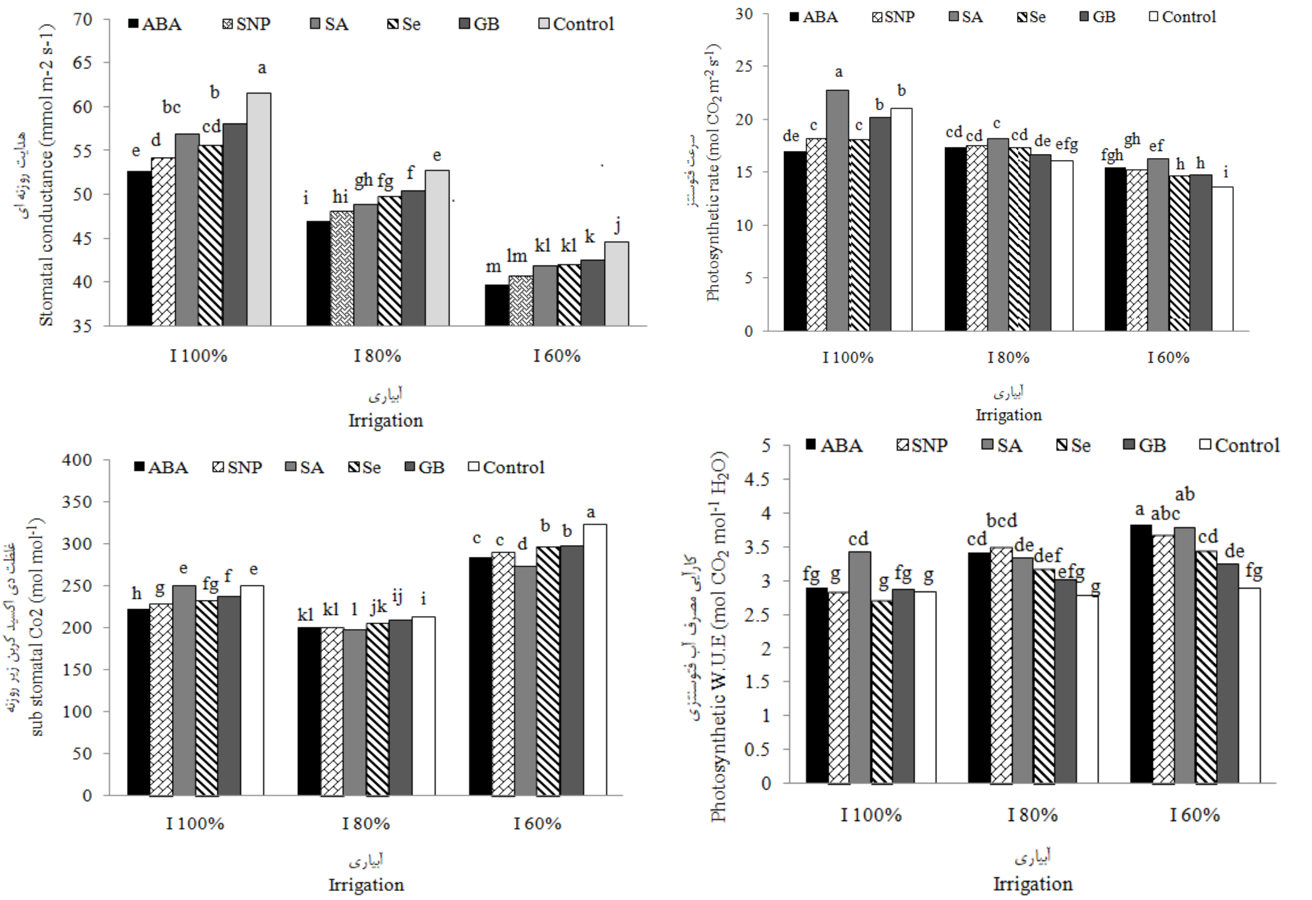
غلظت CO_2 زیر روزنه

آبیاری تأثیر بسیار معنی‌داری بر غلظت CO_2 زیر روزنه داشت (جدول ۲). متوسط غلظت CO_2 زیر روزنه در شرایط آبیاری نرمال معادل ۲۳۷ میکرومول بر مول بود. با کاهش میزان آبیاری تا حد ۸۰ درصد نیاز آبی گیاه، غلظت CO_2 زیر روزنه به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و به ۲۰۴/۵ میکرومول بر مول رسید، پس از آن و با کاهش بیشتر میزان آبیاری تا ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه، غلظت CO_2 زیر روزنه با افزایش قابل توجه به ۲۹۴/۵ میکرومول بر مول رسید که نسبت به آبیاری نرمال حدود ۲۴ درصد افزایش داشت (جدول ۳). افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه در نتیجه تنش خشکی تا حدود ۴۴ درصد در ارقام گندم (Rouhi and Siosemardeh, 2008) و تا حدود ۸ درصد در ارقام لوبیا (Faraji *et al*., 2013) گزارش شده است.

اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی برای غلظت CO_2 زیر روزنه معنی‌دار بود (جدول ۲). در شرایط آبیاری نرمال، سالیسیلیک اسید تأثیری بر غلظت CO_2 زیر روزنه نداشت امّا محلول‌پاشی با سایر ترکیبات، باعث کاهش معنی‌دار غلظت CO_2 زیر روزنه گردید. در شرایط آبیاری ۸۰ درصد نیاز آبی گیاه، غلظت CO_2 زیر روزنه در تمام تیمارها کاهش یافت. تیمار شاهد و پس از آن گلیسین بتائین دارای بیشترین و سالیسیلیک اسید دارای کمترین غلظت CO_2 زیر روزنه بودند. در شرایط آبیاری ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه، تیمار شاهد بیشترین غلظت CO_2 زیر روزنه را داشت و کاربرد ترکیبات مختلف باعث کاهش معنی‌دار غلظت CO_2 زیر روزنه گردید. کمترین غلظت CO_2 زیر روزنه از کاربرد سالیسیلیک اسید حاصل شد (شکل ۱- C).

در مراحل اولیه تنش خشکی، بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای منجر به کاهش ورود دی‌اکسید کربن و در نتیجه کاهش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای شده و عامل اصلی کاهش فتوسنتز است. در تنش‌های شدید، اختلال در فرآیندهای تثبیت CO_2 عامل اصلی کاهش فتوسنتز است که منجر به تجمع CO_2 در فضای زیر روزنه می‌شود (Chaves and Oliveira, 2004). در مطالعه دیگری در آفتابگردان گزارش شد که در شرایط تنش خشکی به‌دلیل آسیب دیدن سیستم فتوسنتزی، CO_2 وارد شده به فضای زیر روزنه در فرآیند فتوسنتز به‌خوبی مصرف نشده و غلظت CO_2 زیر روزنه افزایش

می‌یابد (Siosemardeh *et al*., 2011)، به‌عبارت دیگر، در صورتی‌که کاهش فتوسنتز با افزایش یا ثبات غلظت CO_2 زیر روزنه همراه باشد، بیانگر نقش عوامل غیر روزنه‌ای در محدودیت و کاهش فتوسنتز است. افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای بیانگر افت کارآیی کربوکسیلاسیون در شرایط تنش است. در مطالعه‌ای در گیاه آفتابگردان گزارش شد که غلظت CO_2 زیر روزنه در گیاهان تحت تنش خشکی به‌طور معنی‌داری نسبت به گیاهان شاهد کمتر بود. در این شرایط، کاربرد خارجی گلیسین بتائین باعث افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه در گیاهان تحت تنش گردید (Igbal *et al*., 2009). افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه ممکن است در نتیجه دو عامل ایجاد شود، اول افزایش هدایت روزنه‌ای و ورود دی‌اکسید کربن و دوم کاهش تثبیت و تجمع CO_2 در فضای زیر روزنه (Igbal *et al*., 2009).



شکل ۱- مقایسه میانگین اثر متقابل آبیاری × محلول‌پاشی از نظر صفات هدایت روزنه‌ای (A)، سرعت فتوسنتز (B)، غلظت CO_2 زیر روزنه (C) و کارآیی مصرف آب فتوسنتزی (D). در هر ستون میله‌های عمودی نشان‌دهنده خطای استاندارد است. ستون‌های داری حروف مشترک بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵ درصد اختلاف معنی‌دار ندارند.

Figure 1- Mean comparison of irrigation × foliar application interaction for stomatal conductance (A), photosynthetic rate (B), sub stomatal CO_2 concentration (C) and photosynthetic water use efficiency (D). In each column, vertical bars represent the standard error. Columns with similar letters are not significantly different at the 5% probability level based on Duncan's multiple range test.

کارآیی مصرف آب فتوسنتزی

کارآیی مصرف آب فتوسنتزی تحت تأثیر آبیاری قرار گرفت (جدول ۲). در شرایط آبیاری نرمال و تأمین ۱۰۰ درصد نیاز آبی گیاه، متوسط کارآیی مصرف آب فتوسنتزی برابر ۲/۹۲ میکرومول CO_2 به ازای هر مول H_2O بود. با کاهش میزان آب آبیاری، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی افزایش یافت و تیمارهای آبیاری ۸۰ و ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه به‌ترتیب حدود ۹ و ۱۹ درصد کارآیی مصرف آب فتوسنزی بیشتری داشتند (جدول ۳).

کارآیی مصرف آب فتوسنتزی با میزان فتوسنتز رابطه مستقیم و با سرعت تعرق رابطه عکس دارد. بنابراین هر عاملی که باعث افزایش سرعت فتوسنتز و یا کاهش میزان تعرق شود، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را افزایش می‌دهد. افزایش کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در اثر تنش خشکی در مطالعات دیگر نیز گزارش شده است (Yordanov *et al*., 2003; Siosemardeh *et al*., 2011). با این حال، کارآیی مصرف آب در دو رقم آفتابگردان تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت (Igbal *et al*., 2009).

اثر متقابل آبیاری× محلول‌پاشی برای کارآیی مصرف آب فتوسنتزی معنی‌دار بود (جدول ۲). در شرایط آبیاری نرمال، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی در اثر محلول‌پاشی با سالیسیلیک اسید نسبت به تیمار شاهد به‌طور معنی‌داری افزایش یافت، امّا کاربرد سایر ترکیبات تأثیر معنی‌داری نداشتند. در شرایط کم آبیاری، محلول‌پاشی با تمامی ترکیبات، باعث افزایش کارآیی مصرف آب در مقایسه با تیمار شاهد گردید. بیشترین کارآیی مصرف آب فتوسنتزی از محلول‌پاشی با آبسیزیک اسید، سالیسیلیک اسید و سدیم نیتروپروساید به‌دست آمد (شکل ۱- D). کاربرد ترکیبات شیمیایی که میزان فتوسنتز یا تعرق را تحت تاثیر قرار دهند قادرند بر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی تأثیر داشته باشند. در صورتی‌که تغییرات فتوسنتز و تعرق یکسان باشد، کارآیی مصرف آب فتوسنتزی بدون تغییر خواهد بود. در مطالعات دیگر، کاربرد سلنیوم در جو (Habibi, 2013) و گلیسین بتائین در آفتابگردان (Igbal *et al*., 2009) تاثیر معنی‌داری بر کارایی مصرف آب فتوسنتزی نداشتند.

نتیجه‌گیری

تبادلات گازی و خصوصیات فتوسنتزی آفتابگردان به‌طور قابل ملاحظه‌ای تحت تأثیر آبیاری قرار گرفت و کاهش آبیاری باعث کاهش شدید هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، محتوای نسبی آب برگ و سرعت فتوسنتز و افزایش دمای برگ شد. با کاهش میزان آب آبیاری و در تنش ملایم (تیمار ۸۰ درصد نیاز آبی گیاه)، غلظت CO_2 زیر روزنه کاهش و با تشدید کم‌آبی (تیمار ۶۰ درصد نیاز آبی گیاه)، افزایش یافت، امّا کارآیی مصرف آب فتوسنتزی به‌طور یکنواخت روند افزایشی داشت.

محلول‌پاشی با ترکیبات شیمیایی مختلف تبادلات گازی و خصوصیات فتوسنتزی آفتابگردان را تحت تأثیر قرار داد، صرف‌نظر از وضعیت آبیاری، محلول‌پاشی با ترکیبات مورد بررسی باعث کاهش متوسط هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق نسبت به تیمار شاهد شدند، در حالی‌که دمای برگ و محتوای نسبی آب افزایش یافتند. کمترین میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق و بیشترین میزان محتوای نسبی آب در نتیجه محلول‌پاشی با آبسیزیک اسید و سدیم نیتروپروساید به‌دست آمد و این ترکیبات از طریق محدودیت‌های روزنه‌ای و کاهش تلفات آب، هدایت روزنه‌ای و تعرق را به‌ترتیب ۱۱ و ۱۴ درصد کاهش دادند و بیشترین تأثیر را بر روابط آبی آفتابگردان داشتند. با کاهش میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق، دمای برگ به درجات مختلف افزایش پیدا کرد. بالاترین دمای برگ، ناشی از کاربرد آبسیزیک اسید بود که نسبت به تیمار شاهد به‌طور متوسط یک درجه سانتی‌گراد افزایش داشت.

اثر محلول‌پاشی ترکیبات مختلف بر سرعت فتوسنتز و غلظت CO_2 زیر روزنه تحت تأثیر وضعیت آبیاری قرار گرفت. در شرایط آبیاری نرمال، کاربرد سالیسیلیک اسید باعث بهبود سرعت فتوسنتز شد و اثر کمتری در کاهش غلظت CO_2 زیر روزنه داشت. ولی کاربرد آبسیزیک اسید، سدیم نیتروپروساید و سلنیوم باعث کاهش غلظت CO_2 زیر روزنه و سرعت فتوسنتز نسبت به تیمار شاهد گردیدند که احتمالاً به دلیل محدودیت‌های روزنه‌ای بوده است. در شرایط کم آبیاری، کاربرد تمامی ترکیبات شیمیایی، سرعت فتوسنتز را نسبت به تیمار شاهد افزایش و غلظت CO_2 زیر روزنه را کاهش داد که احتمالاً ناشی از تأثیر این ترکیبات شیمیایی بر عوامل غیر روزنه‌ای موثر در فتوسنتز بوده است. در این مورد نیز سالیسیلیک اسید نسبت به سایر ترکیبات، بیشترین تأثیر را داشت به‌طوری‌که در شرایط کم‌آبی شدید (۶۰ درصد نیاز آبی) سرعت فتوسنتز نسبت به تیمار شاهد ۱۹/۶ درصد افزایش یافت.

به‌طور کلی، کاربرد ترکیبات شیمیایی مورد بررسی، به درجات مختلف از طریق کاهش تلفات آب، بهبود وضعیت آبی گیاه و افزایش میزان فتوسنتز، در کنترل اثرات زیانبار خشکی موثر بودند. در بین ترکیبات شیمیایی به‌کار رفته در این آزمایش، به نظر می‌رسد محلول‌پاشی سالیسیلیک اسید هم در شرایط آبیاری مطلوب و هم در افزایش تحمل به کم‌آبی و تخفیف اثرات نامطلوب تنش خشکی مؤثرتر بوده است.

References

1. Agboma, P., Jones, M. G. K., Peltonen-sainio, P., Hinkkanen, R., and Pehu, E. 1997. Exogenous glycine betaine enhances grain yield of maize, sorghum and wheat grown under two supplementary watering regimes. Journal of Agronomy and Crop Science 178: 29-37.
2. Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., and Smith, M. 1998. Crop evapotranspiration: guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and Drainage Paper No. 56. FAO, Rome, Italy. 300p.
3. Angadi, S. V., and Entz, M. H. 2002. Root system and water use patterns of different height sunflower cultivars. Agronomy Journal 94: 136-145.

4. Arasimowicz, M., and Floryszak-Wieczorek, J. 2007. Nitric oxide as a bioactive signaling molecule in plant stress responses. Plant Sciences 172: 876-887.
5. Bayat, S., Sepehri, A., Zare-abyaneh, H., and Abdollahi, M. R. 2010. Effect of Salicylic acid and paclobutrazol on some growth traits and yield of corn under drought stress. Quarterly Journal of Crop Ecophysiology 2 (1): 34-40. (in Persian with English abstract).
6. Bohnert, H. J., Nelson, D. E., and Jensen, R. E. 1995. Adaptation to environmental stresses. Plant Cell 7:1099-1111.
7. Cechin, I., Cardoso, G. S., Fumis, T. F., and Corniani, N. 2015. Nitric oxide reduces oxidative damage induced by water stress in sunflower plants. Bragantia 74 (2): 200-206.
8. Chaves, M. M., and Oliveira, M. M. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. Journal of Experimental Botany 55: 2365-2384.
9. Chimenti. C. A., Pearson, J., and Hall, A. J. 2002. Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. Field Crop Research 75: 235-246.
10. Dadnia, M. R. 2012. Study the effect of water deficit stress and selenium foliar application on activity of some antioxidant enzymes in oil sunflower cultivars. Crop Physiology 4 (14): 71-81. (in Persian with English abstract).
11. Duan, X., Su, X., You, Y., Qu, H., Li, Y., and Jiang, Y. 2007. Effects of nitric oxide on pericarp browning of harvested longan fruit in relation to phenolic metabolism. Food Chemistry 104: 571-576.
12. El-Tayeb, M. A. 2005. Response of barley Gains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. Plant Growth Regulation 45: 215-225.
13. Faraji, M., Mobasser, H., Ghanbari Malidareh, A., and Nazari, H. 2013. Effects of drought stress on gas exchange and water relations of red bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.). Crop Production in Environmental Stress 4 (4):13-26. (in Persian with English abstract).
14. Fariduddin, Q., Hayat, S., and Ahmad, A. 2003. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity and seed yield in *Brassica juncea*. Photosynthetica 41: 281-284.
15. Farooq, M., Wahid, A., Lee, D. J., Cheema, S. A., and Aziz, T. 2010. Drought stress: comparative time course action of the foliar applied Glycinebetaine, Salicylic acid, Nitrous oxide, Brassinosteroids and Spermine in improving drought resistance of rice. Journal of Agronomy and Crop Science 196 (5): 336-345.
16. Gaber Gomaa, S., Osama Kansowa, A., and Hossam Saad, E. 2010. Effects of various chemical agents for alleviation of drought stress in rice plants (*Oryza sativa* L.). Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca 38 (1): 139-148.
17. Garcı´a-Mata, C., and Lamattina, L. 2001. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress. Plant Physiology 126: 1196-1204.
18. Ghadami Firouzabadi, A., Raeini Sarjaz, M., Shahnazari, A., and Zareabyaneh, H. 2015. Water management and soil moisture changes in full, regulated deficit and partial root zone deficit irrigations in sunflower plant. Ph.D. Thesis in irrigation and drainage engineering. Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University. Mazandaran. Iran. 176 pp. (in Persian with English abstract).
19. Ghobadi, R., Ghobadi, M., Jalali Honarmand, S., Farhadi, B., and Mondani, F. 2018. Study the responses of some leaf physiologic characteristics to different water and nitrogen levels in grainy maize (*Zea mays* L.). Iranian Journal of Field Crops Research 16 (3): 583-597. (in Persian with English abstract).
20. Habibi, Gh. 2013. Effect of drought stress and selenium spraying on photosynthesis and antioxidant activity of spring barley. Acta agriculturae Slovenica 101 (1): 31-39.
21. Hasanuzzaman, M., and Fujita, M. 2011. Selenium pretreatment up-regulates the antioxidant defense and methylglyoxalde toxification system and confers enhanced tolerance to drought stress in rapeseed seedlings. Biological Trace Element Research 143: 1758-1776.
22. Hussain, M., Malik, M. A., Farooq, M., Ashraf, M. Y., and Cheema, M. A. 2008. Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. Journal of Agronomy and Crop Science 194 (3): 193-199.
23. Hussain, M., Malik, M. A., Farooq, M., Khan, M. B., Akram, M., and Saleem, M. F. 2009. Exogenous glycinebetaine and salicylic acid application improves water relations, allometry and quality of hybrid sunflower under water deficit conditions. Journal of Agronomy and Crop Science 195: 98-109.
24. Hussain, S., Saleem, M. F., Ashraf, M. Y., Cheema, M. A., and Haq, M. A. 2010. Abscisic acid, a stress hormone helps in improving water relations and yield of sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids under drought. Pakistan Journal of Botany 42: 2177-2189.
25. Hussain, S., Ali, A., Ibrahim, M., Saleem, M. F., Alias Haji, M. A., and Bukhsh, A. 2012. Exogenous application of abscisic acid for drought tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.): A review. The Journal of Animal & Plant Sciences 22 (3): 806-826.
26. Igbal, N., Ashraf, M., and Ashraf, M. Y. 2009. Influence of Exogenous Glycine Betaine on Gas Exchange and Biomass Production in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) under Water Limited Conditions. Journal of Agronomy and Crop Science 195: 420-426.

27. Igbal, N., Ashraf, M. Y., and Ashraf, M. 2011. Modulation of endogenous levels of some key organic metabolites by exogenous application of glycine betaine in drought stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Journal of Plant Growth Regulation 63: 7-12.
28. Jabbarzadeh, M., Tehranifar, A., Amiri, J., and Abedy, B. 2018. The effect of different concentrations of sodium nitroprusside (SNP) on some morphological, physiological and biochemical traits of Zinnia elegans under salinity stress. Journal of Plant Process and Function 6 (19): 105-116. (in Persian with English abstract).
29. Kostopoulou, P., Barbayiannis, N., and Noitsakis, B. 2010. Water relations of yellow sweet clover under the synergy of drought and selenium addition. Plant and Soil 330: 65-71.
30. Kuznetsov, V. V., Kholodova, V. P., Kuznetsov, V. V., and Yagodin, B. A. 2003. Selenium regulates the water status of plants exposed to drought. Doklady Biological Sciences 90: 266-268.
31. Loutfy, N., El-Tayeb, M. A., Hassanen, M. A., Moustafa, M. F. M., Sakuma, Y., and Inouhe, M. 2012. Changes in the water status and osmotic solute contents in response to drought and salicylic acid treatments in four different cultivars of wheat (*Triticum aestivum*). Journal of Plant Research 125: 173-184.
32. Makela, P., Jokinen, K., Kontturi, M., Peltonen-Sainio, P., Pheu, E., and Somersalo, S. 1998. Foliar application of glycinebetaine a novel product form sugar beet as an approach to increase tomato yield. Industrial Crops and Products 7: 139-148.
33. Mata, C., and Lamattina, L. 2001. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the plant adaptive responses against drought stress. Plant Physiology 126: 1196-1204.
34. Mehrpouyan, M. 2011. Study on CO_2 exchange, photosynthesis and grain yield in sunflower cultivars under drought stress conditions. Journal of Crop Production Research (Environmental Stresses in Plant Sciences) 3 (2): 197-206. (in Persian with English abstract).
35. Rezaee Rad, H., Hooshmand, A. R., Naseri, A. A., and Siahpoosh, M. R. 2016. Effects of drought stress on physiological characteristics and yield of maize in the presence of a shallow water table in Ahvaz climatic conditions. Journal of Irrigation Science and Engineering 39 (1): 55-66. (in Persian with English abstract).
36. Rock, C. D., and Quatrano, R. S. 1995. Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology, Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, Second edition. 671 pp.
37. Rouhi, A., and Siosemardeh, A. 2008. Study of gas exchange in different wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) under drought stress. Seed and Plant Production Journal 24 (1): 45-62. (in Persian with English abstract).
38. Schurr, U., Gollan, T., and Schulze, E. D. 1992. Stomatal response to drying soil in relation to changes in xylem sap composition of sunflower, II. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xylem sap. Plant, Cell and Environment 15: 561-567.
39. Siddique, M. R. B., Hamid, A., and Islam, S. 1999. Drought stress effect on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. Botanical Bulletin- Academia Sinica Taipei 40: 141-145.
40. Siddique M. R. B., Hamid, A., and Islam, S. 2001. Drought stress effects on water relations of wheat. Botanical Bulletin- Academia Sinica Taipei 41: 35-39.
41. Singh, B., and Usha, K. 2003. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. Plant Growth Regulators 39: 137-141.
42. Siosemardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K., and Ebrahimzadeh, H. 2003. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis and their relationship with drought resistance in wheat cultivars. Iranian Journal of Agricultural Science 35 (1): 93-106. (in Persian with English abstract).
43. Siosemardeh, A., Ranjbar-balkhkanlou, H., Sohrabi, Y., and Bahram nejad, Y. 2011. Evaluation of grain yield, gas exchange and source and sink limitation in sunflower under drought stress at different levels of defoliation. Iranian Journal of Field Crop Science 42 (3): 585-596. (in Persian with English abstract).
44. Unyayar, S., Keles, Y., and Unal, E. 2004. Proline and ABA Levels in two sunflower genotypes subjected to water stress. Bulgarian Journal of Plant Physiology 30 (3-4): 34-37.
45. Wieczorek, J. F., Milczarek, G., Arasimovicz, M., and Ciszewski, A. 2006. Do nitric oxide donors mimic endogenous NO-related response in plants? Planta 224: 1363-1372.
46. Yao, X., Chu, J., and Wang, G. 2009. Effects of selenium on wheat seedlings under drought stress. Biological Trace Element Research 130: 283-290.
47. Yarnia, M., Safaie, P., Khorshidi-benam, M. B., and Farajzadeh, E. 2009. Effect of drought stress and potassium sulfate on yield and yield components of sunflower. New Finding in Agriculture, Islamic Azad University, Arak Branch. 3 (3): 317-332. (in Persian with English abstract).
48. Yordanov, I., Velikova, V., and Tsonev, T. 2003. Plant response to drought and stress tolerance. Bulgarian Journal of Plant Physiology. (Special Issue). 187-206.
49. Yousefvand, P., Sajedi, N., and Mirzakhani, M. 2011. Effect of drought stress, zeolite and selenium on yield and yield components on sunflower. New Finding in Agriculture, Islamic Azad University, Arak Branch. 5 (3): 325-339. (in Persian with English abstract).

Iranian Journal of Field Crops Research
Vol. 17, No. 3, Fall. 2019, p. 477-489

نشریه پژوهشهای زراعی ایران
جلد ۱۷، شماره ۳، پاییز ۱۳۹۸، ص. ۴۸۹-۴۷۷

Influence of Foliar Application of Some Chemicals on Gas Exchange, Water Relations and Photosynthetic Traits in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) under Different Irrigation Regimes

M. Yazdandoost Hamedani[1], M. Ghobadi[2*], M. E. Ghobadi[2], S. Jalali-Honarmand[2], M. Saeidi[2]

Received: 01-12-2018
Accepted: 14-04-2019

Introduction

Many solutions have been introduced to enhance drought tolerance. Exogenous applications of various chemicals such as compatible solutes, growth regulators and stress-messenger molecules have been considered during recent years. Glycine betaine (GB) is one of the most effective osmoprotectants. The physiological and antioxidant properties of selenium (SE) have become of higher importance for biologists. Salicylic acid (SA) plays an important role in the abiotic stresses tolerant. Nitric oxide plays an important role in many physiological and vegetative processes such as seed germination, stomatal closure, root development, aging and adaptation to several stress types. Sodium nitroprusside (SNP) is commonly used as a nitric oxide releasing agent in plants. Abscisic acid (ABA), as a messenger, plays a role in responding to drought and other environmental stresses, as well as in many physiological processes such as photosynthesis and regulation of stomatal opening and closure. The aim of this study was to compare the influence of some chemicals as foliar application in order to reduce the adverse effects of drought stress in sunflower.

Materials and Methods

This experiment was conducted at the Agricultural Research Center of Hamedan, Iran, during 2015-2016. Three irrigation and six foliar application treatments were evaluated in a split plot experiment. Irrigation treatments consisted of 60%, 80% and 100% of crop water requirement and foliar application treatments included: abscisic acid 40 μM, Selenium 20 mg L^{-1}, Salicylic acid 500 μM, SNP 100 μM, Glycine betaine 100 mM, and control. An infrared gas analyzer (IRGA, Lci, ADC Biosientific Ltd, Hoddeston, UK) was used in order to measure the photosynthesis rate, stomatal conductance, transpiration rate, leaf temperature and sub-stomatal CO_2 concentration. Photosynthetic water use efficiency was calculated from photosynthesis rate divided by transpiration rate. The leaf relative water content (RWC) was calculated as the follows:

RWC (%) = [(FW - DW.) / (TW – DW)] × 100

Where FW is the leaf fresh weight, DW is the leaf dry weight and TW indicates the leaf turgid weight. Combined analysis of variance of two years data was done using SAS statistical software. The comparison of means was carried out by Duncan's multiple range test at 5% of probability level.

Results and Discussion

Effects of irrigation and foliar application on stomatal conductivity and transpiration rate were significant. Stomatal conductivity and transpiration rate were decreased by decreasing irrigation amount. The lowest rate of stomatal conductivity and transpiration rate in all irrigation conditions were resulted from ABA. Leaf temperature and RWC were affected by irrigation and foliar application. The lowest leaf temperature was obtained under normal irrigation. The highest RWC (90.8%) was attributed to normal irrigation. Applying 80% and 60% of crop water requirement reduced RWC about 10% and 28.5%, respectively. Foliar application of chemicals increased RWC. The effects of irrigation and irrigation × foliar application on photosynthesis rate were significant. The photosynthesis rate decreased with decreasing the irrigation amount. Sub-stomatal CO_2 concentration decreased under 80% of crop water requirement and it increased in 60% of crop water requirement. Under normal irrigation conditions, photosynthetic water use efficiency enhanced by foliar application of SA, but under water deficit conditions, foliar application with all compounds promoted photosynthetic water use efficiency.

Conclusions

Decreasing of irrigation water had significant effects on gas exchange and photosynthetic properties of sunflower and caused a sharp decline in stomatal conductance and transpiration rate. Furthermore, RWC and

1- PhD Student of Crop Physiology, Department of Plant Production and Genetic Engineering, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah
2- Associate Professor of Crop Physiology, Department of Plant Production and Genetic Engineering, Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah
(*- Corresponding Author Email: ghobadi.m@razi.ac.ir)

photosynthesis rate were decreased, but leaf temperature were increased simultaneously. By decreasing irrigation, the sub-stomatal CO_2 concentration initially reduced and continued to increase with more water limitation, while the photosynthetic water use efficiency was increasing gradually. Foliar application with chemicals affected on gas exchange and photosynthetic properties of sunflower. The lowest stomatal conductance and transpiration rate, and the highest amount of RWC were obtained by foliar application of ABA and SNP. In normal irrigation, SA improved photosynthesis rate, but ABA, SNP and SE reduced the sub-stomatal CO_2 concentration and photosynthetic rate. Under low irrigation, foliar application of all chemicals increased photosynthesis rate and reduced the sub-stomatal CO_2 concentration. SA had a more positive impact rather than other compounds.

Keywords: Abscisic acid, Glycine betaine, Salicylic acid, Selenium, Sodium nitroprusside